蝶類の個体群構造に関する研究

1. クジャクチョウ・キタテハ・ルリタテハの3種における ナワバリの構造と機能

渡 辺 通 人
(401-04) 山梨県南都留郡鳴沢村大田和3903の1

Studies on population structure in butterflies

1. Structure and function of the territories dominated by three Nymphalid butterflies; *Inachis io* Linnaeus, *Polygonia c-aureum* Linnaeus and *Kaniska canace no-japonicum* von Siebold.

MICHIHITO WATANABE

はじめに

蝶類の“ナワバリ”あるいは“占有行動”に関する断片的な報告は数多いが，その大半は，追飛行動，旋回行動のみを記載し，“ナワバリ”を現象的に把えたものであった．また，“ナワバリ”の定義もあいまいで，行動圏との混同もしばしば見受けられた．

蝶類のナワバリ行動の，詳細な記録とその解析方法についての国内での先駆的報告は，福田晴夫（1962）によるタテハモドキに関するものであろう．しかし，その後，クロコノマチョウの長期の定住性が確認された報文（福田晴夫・田中　洋，1967），キマダラヒカゲ属2種の静止位置の観察（高橋真弓，1973 b）以外には，具体的な分析例はあまり報告されていないのが現状のようである．特に，ナワバリの面積さらにはその構造について言及した例は，ほとんどないといえよう．これは，ナワバリ行動の観察とその分析についての，一般的で有効な方法が知られていなかったことが大きな原因であろうと思われる．

本報では，ナワバリ行動の観察と分析の方法を提示するとともに，それを3種のナワバリに適用し，それらの構造と機能について考えてみた．これからの蝶類を始めとする昆虫の個体群構造についての調査・研究に役立てば幸である．

本稿を草するにあたり，原稿を検討していただいた高橋真弓氏・早見正一氏，それに日頃から懇切な御教示をいただいている九州大学の白水　隆教授，福田晴夫・原　聖樹・北条篤史・清　邦彦・田中　蕃の各氏，また日頃の調査活動を支えて下さっている甲州昆虫同好会の方々に，深く感謝の意を表します．

序　　　論

I．ナワバリと行動圏の定義

ナワバリ（テリトリー：territory）という言葉は，古くから様々な意味に使われてきたが，Noble (1939) が，これを“防衛された地域”(any defended area) と定義してから，この定義が一般に使われるようになった．

Tinbergen (1957) もこれを採用し，1) attachment to the locality（地域への執着） 2) hostility toward a certain category of other animals, usually members of the same species and the same sex（他の動物の特定の部類——通常は同種同性の個体——に対する敵対性）の2傾向が同時に認められると述べた． Hinde

(1956) も同じようにこれを用い，site attachment and hostility (地域執着と敵対性) の傾向を記した．また，Nice (1941) や伊藤嘉昭 (1966) もこれを採用した．

筆者も，ナワバリの定義として，この“防衛された地域”を用いることにする．

そして，このナワバリを持つことによって，動物の通常の社会生活に，ある種の調整が保たれている場合，これを一つの社会制度と考えて“ナワバリ制”(territorialism；territoriality) という言葉が用いられる (伊藤嘉昭, 1966).

一方，“行動圏”(home range) という言葉も，ナワバリと混同されて用いられることが多かったが，Burt (1943) が，「行動圏のうちの防衛されたある部分のみが，ナワバリと呼ばれるべきであろう」と述べたことから，ほとんどの人によってこれが受け入れられるようになった (Fig. 1).

Burt (1943) は，行動圏を「各個体が，採食・生殖・育仔のための平常活動で，習慣的に動き回る地域」と定義した．これは，小型哺乳類を対象として定義したものであるので，一般には“個体または集団の平常の行動範囲”(伊藤嘉昭, 1966) と集約して考えることができるだろう．

この場合，平常の行動範囲であるので，Burt (1943)・田中　亮 (1967) が指摘したように，「遠出」・「分散」・「移住」の非平常行動による地域は，行動圏の一部とはみなされないと考えられる．「遠出」とは，平常の行動を行っていた地域から突然遠く離れるものであるが，再び元の地域に戻り平常の活動を行う場合と考えられる．また，「分散」・「移住」は，生活空間の移動を示す言葉で，「分散」は四方に生活空間を広げてゆく場合に，「移住」は概して一定方向に生活の場を移動する際によく使われる (田中　亮, 1967).

Fig. 1 Theoretical quadrat with six occupants of the same species and sex, showing territory and home range concepts (Burt, 1943).

行動圏の範囲は，それを把える際の活動時間あるいは活動期間の長さによって異なるであろうと考えられ，Burt (1943) も指摘したように，渡り (migration) をする動物は，夏と冬では別の行動圏を持つことになる．さらには，一日の内でも複数の行動圏を持つ個体あるいは集団が存在することも考えられることである．行動圏が平常の行動範囲であるなら，時間的に極限すれば，それは個体または集団の存在する場に収束される．すなわち，行動圏は，平常行動を行っている個体または集団の，時間的に連続して存在する場の集合といえるだろう．これは“ある時間内における個体または集団の平常の行動範囲”といいかえることができる．本報では，これを行動圏の定義として使用する．

II. 行動圏およびナワバリの解析方法

① observation-area curve

Odum & Kuenzler (1955) によって提案され，以後，鳥類の研究に広く用いられている．最近では，哺乳動物などの行動解析にも応用されている．

これは，一定の時間間隔〔Odum & Kuenzler (1955) は5分としているが，中村登流 (1969) は 2.5分

を用いた〕の時刻における個体あるいは pair の位置を，地図上に順次プロットしてゆくものである．最低3点を結ぶと三角形が得られるが，この面積を始めとして，点が増えるに従って最外点を結んだ多角形の面積を求めて行く．この多角形の面積が時間の経過につれて増加して行く様子を，グラフ上に表したものが observation-area curveと呼ばれるものである．

彼らは個体の活動が一定の範囲に限られている場合には，この曲線は時間の経過につれて水平に近くなるS字曲線（Fig. 2-B）となるが，活動範囲が一定していない場合には，これは直線状の増加曲線（Fig. 2-C）となると考えた．そして，この observation-area curve のS字曲線上で，増加率が1％になる時点の多角形の面積を行動圏あるいはナワバリの面積とすることを提案した（ただし，行動圏・ナワバリの判断は，占有個体の行動によるとしている）．

Fig. 2　Observation-area curves for : B, Chipping Sparrow during nestling stage ; C, Blue Grosbeak during nest building and incubation stages (Odum & Kuenzler, 1955).

Odum & Kuenzler (1955) は，observation-area curve を行動圏の面積を求めるために使用したが，この回帰曲線の求め方行動圏の面積を求めるために増加率1％点を使用することの根拠が不明確である．むしろ observation-area curve は，個体の行動圏内での活動状態を示すのではないかと考えられる．すなわち，活動が一定範囲に限られた安定な状態では，S字曲線（ロジスティック曲線）に近くなると考えられ，一定の割合で活動範囲を拡大しているような不安定な状態ならば直線に近くなると思われ（Watanabe et al., 1977）．更に，その拡大の割合が順次大きくなる活動の不安定な状態ならばこれは，指数曲線に近くなるであろうと考えられる．そして，実際の個体の observation-area curve は，これらの典型的3型の曲線が複合して連なった形になるものと考えられる．このような意味においても，回帰曲線としての observation-area curve よりも実際の変化を示す observation-area curve (ex.: Fig. 15) を使用する方がより有効であると思う．

② 活動半径（activity radius）

これは，小型哺乳類の行動圏の範囲を把えるために，Dice & Clark (1952) が実際に使用したものである（Odum & Kuenzler, 1955；田中　亮，1967）．

まず，標識を付した（mark）個体の再捕獲点（recapture points = activity loci，活動点；田中　亮，1967）を地図上に落とし，これらの点の幾何学的中心点（各点の重複度を考慮した重みつき中心点）を座標上に求める〔center of activity (Hyne, 1949)：活動中心（田中　亮，1967)〕．そして，その中心点から再捕獲点までの距離を再捕獲半径（recapture radius）として，この平方根を頻度分布で表す．個体の活動が一定の範囲に集中しているならば，あるところから急激に頻度が減少すると考え，この活動半径（activity radius）の平均をもって行動圏の範囲としたものである．

しかし，Odum & Kuenzler (1955) は，鳥類2種のナワバリ占有個体のデータを用いて検証した所では，活動半径の頻度分布は正規分布に近くなったと述べた．また，この方法は，田中　亮（1967）が不合理であると主張しているように，直接的に行動圏の範囲を決める方法としては，あまり有効であるとは考えられないが，行動圏内での活動状態を知るための解析方法としては実用性があるものと思われる．

Odum & Kuenzler (1955) の方法では，識別した個体の位置を一定の時間間隔でプロットするが，これは，一定の時間間隔をおいた捕獲・再捕獲の繰り返しと考えることができるので，各点はここでいう activity loci とみなすことができる．そして，この activity loci は activity radius を求める方法に適用することができ，その分布状態は，個体の活動量の分布状態を示すものと考えられる．

③ 移動距離 (displacement range)

中村登流 (1969) は,「activity loci は2.5分おきの位置をあらわしているので,連続する2点間の距離は移動速度をあらわす」と述べた.これは,鳥類の1種エナガ *Aegithalos caudatus* に適用したもので,鳥類のように移動が頻繁に行われる場合には,移動速度が適当であろうが,蝶類の場合は,移動・静止の繰り返しが多く静止時間も長い場合が多いので,ある activity loci と次の activity loci との間の距離は,一定時間の間にその個体が移動した距離〔"移動距離 (displacement range)"と呼ぶ〕と考えた方が妥当であろう.これも,行動圏内での活動状態を知る目安となるだろう.

以上の概念は,行動圏内での個体の活動状態の解析方法としては有用であると考えられるが,行動圏の範囲を決める方法としては問題が残る.前述したように,行動圏を「ある時間内における個体または集団の平常の行動範囲」とするならば,行動圏の範囲としては,直接,ある時間内の平常行動における activity loci の最外点を結んで得られる多角形の面積を用いるのが適当であると考えられる.また,ナワリバが防衛された地域であるならば,その範囲は,防衛行動あるいは逃避行動の起こった地点の最外点を結んだ範囲と考えるのが妥当と思われる.

本 論

タテハチョウ科3種のナワバリの分析

I. 調査場所および期日

クジャクチョウとキタテハの種間関係の観察を,1973年4月8日・9日,山梨県南都留郡鳴沢村大田和の耕作地帯の一部で行った.ここには,細い山道をはさんで南東側にコナラ林,反対側にシラビソ幼齢樹の植栽地があった.山道のシラビソ植栽地側は土手状になっており,春の陽光の日だまりとなっていた.山道の脇の土手からは,調査場所がよく見渡せるので,そこから観察を行った.(Fig. 3, 4, 5-a)

ルリタテハの個体間の行動の観察は,1973年8月31日,同村大田和の人家の庭で行った.人家の東側は畑になっていたが,庭には樹木や草花が植えてあった.菊の鉢の近くに腐敗した果物があり,これがルリタテハの求餌物となっていた (Fig. 3, 6).

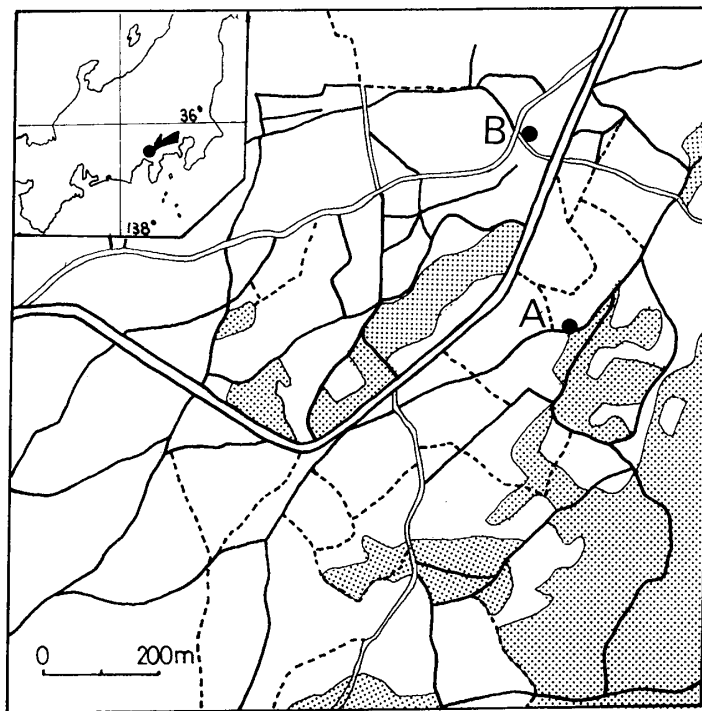



Fig. 3 Study area; dotted area showing the woods and blank area showing the cultivated land.

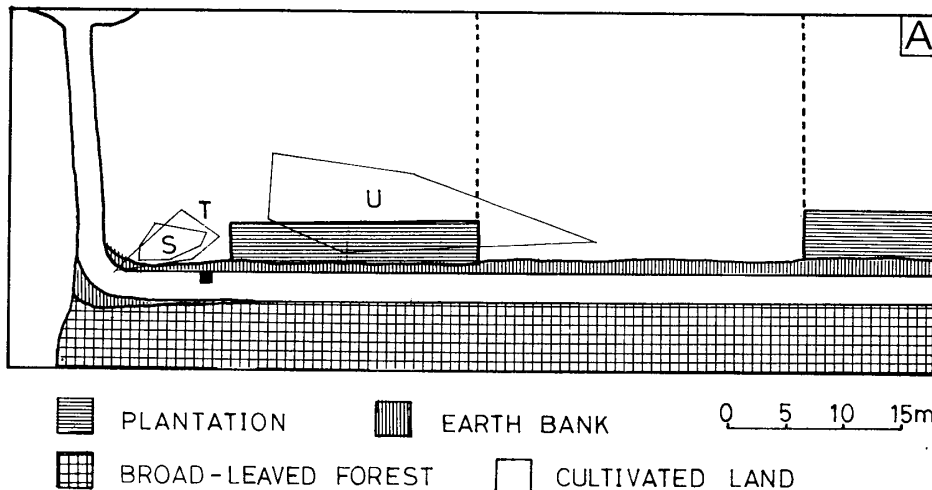



Fig. 4 Distribution of vegetation in the study area (A). Black square represents the location of the vantage point used in observation.

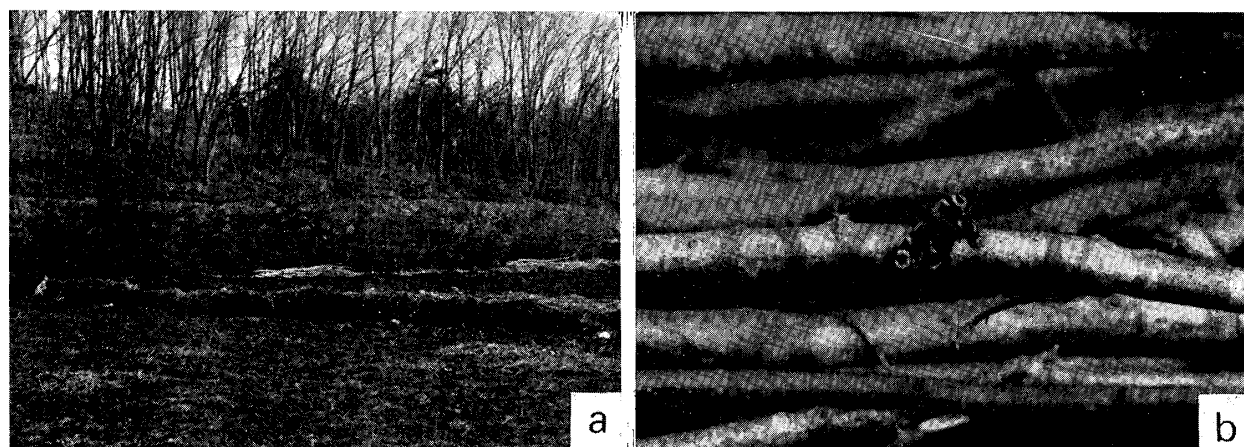



Fig. 5　a- Study area (A).　b- Territory occupant (U).

Ⅱ. 調査方法

観察には，個体ごとの行動トレースを時刻とともに，調査場所を示す図に記入し，同時に行動内容を記載する方法を用いた．この際，頻繁に観察される行動は類型化し，これを示す記号を記入した．また，特異な行動については，図や文章を用いて詳しく記録し，他の行動でも気付いたことはできるだけ詳しく書きとめるように努めた．

観察は，全体的な動きを重視するために，ほとんど肉眼によったが，静止中で細部の行動を観察する必要がある場合には，双眼鏡を使用した．これは，自然に近い状態での行動を観察するために，個体から2m以内の範囲には入らないようにしたためである．また，汚損の程度による色彩の濃淡や翅の破損の状態は，個体識別に役立ち，これらだけで充分識別が可能な場合が多かった．(Fig. 5-b)

Fig. 6　Study area (B).　Dotted parts represent the articles and vegetation used for resting.

〈行動型の類型（雌雄共〉

① 追飛行動（chase）……他個体に対し急激に接近し，その結果，他個体の逃避あるいは飛翔方向の変更をもたらす行動．同種間のものと他種とのものとを区別した．

② 闘争行動（fight）……2個体あるいはそれ以上の個体が，争って空中でからまり合う行動．

③ 逃避行動（flee）……追飛を受ける前に，飛翔方向を変え，追飛をさける行動．

④ 休息（rest）……継続した静止状態で，求餌等の活動を行っていない状態．

⑤ 日光浴（sun-bathing）……陽光を背に受けて静止し，翅を広げて陽光を浴びる行動．

Ⅲ. 結果と考察

1. クジャクチョウとキタテハとの重複ナワバリおよび種間ナワバリ

Fig. 7〜9 は，4月8日のクジャクチョウとキタテハの observation-area curve, activity radius それに移動距離を示したものである.

この日のキタテハT個体の場合，14時14分までは，移動距離の変化，activity radius の変化が示すように，追飛のため，あるいは自発的な旋回のための移動がみられたが，それらはほぼ10m以内に限られていた．それ以後，14時30分までは，observation-area curve に全く変化がなく，全体としてはS字型の安定曲線となっていた．activity radius も，14時14分から30分にかけては5m以内の範囲で一定であった．これは，この間の移動距離が0であることが示すように，地点A (Fig. 10-a) に連続して静止していたことによるものである.

しかし，14時31分，キタテハの1個体（D）が現れると，これを追って視界外へ消えてしまった．これは，observation-area curve, activity radius, 移動距離に急激な増加として現れた.

以上から，このキタテハT個体の場合には，14時06分の時点ですでに行動圏を形成しており，それを14時30分まで保持し，その面積は 22.2m² であったと判断される (Fig. 10-a).

ところで，この行動圏消滅の原因となったD個体であるが，14時30分に飛来すると，クジャクチョウの占有個体に追われたが，このクジャクチョウが地面に静止すると，このすぐ後ろに降りて静止した．そして，しばらくして飛び立つと，再びクジャクチョウの占有個体に追われ，北西方に去った．キタテハの占有個体（T）は，この後に従うようにして姿を消した．この時の追いかけは，他のキタテハ侵入個体に対するときのように激しいものではなく，明らかに異なっていた．それゆえ，D個体は雌であり，これは求愛追飛であったように思われる.

一方，8日のクジャクチョウの observation-area curve は，初めの急激な上昇の後，徐々に水平に近くなり，14時51分まではS字曲線に近かったが，以後は急激な増加を示していた．activity radius と移動距離も，14時07分までと14時51分以後は大きな値を示していたが，その間はほぼ5m以内で安定していた.

すなわち，14時07分から14時51分までの間行動圏が形成され，ほぼ半径5mの範囲内に活動が集中していたと考えられる．そして，その行動圏は，Fig. 10-a の範囲であり，面積は 11.7m² であったと判断される.

ところで，14時05分から14時55分にかけての間に，キタテハ同志あるいはキタテハとクジャクチョウとの間で観察されたナワバリ防衛行動は，Table 1 のとおりである．これらの防衛行動の行われた地点は，Fig. 10-a に示した.

これらから判るように，キタテハの占有個体（T）は，侵入個体（C，D）に対して追飛行動，闘争行動を行い，これらの個体より優位であった．このことは，干渉行動の例数は少ないが，T個体の占有していた行動圏の一部は，種内ナワバリであったことを考えさせる．そしてその範囲は，行動圏の範囲かそれより狭い範囲であったと考えられる.

しかし，この個体のクジャクチョウ占有個体に対する追飛は，14時07分にクジャクチョウが，このT個体の行動圏内に初めて侵入し行動圏を形成しはじめた時，および14時13分にクジャクチョウから追飛を受けた時，これに反撃した2例が観察されたのみで，両例ともに再びクジャクチョウの占有個体から追飛され，クジャクチョウの行動圏外へ追い払われていた．このように，キタテハT個体はクジャクチョウに対しては劣勢であったと考えられる.

ジャクチョウの占有個体は，キタテハのT個体以外にも，キタテハA・D・E・F・G個体に計6回の追飛を加え，さらにモンシロチョウ♂や小型のガ類に対しても追飛を加えた．クジャクチョウの追飛は，他個体が2m程の範囲に飛来した場合に限り，相手がキタテハであれ，モンシロチョウやガであれ，動く物体であれば追うようであった．試みに枯葉を投げ散してみたらこれも追った．しかし，その追飛にも程度の差があり，モンシロチョウやガ，枯葉に対しては確認のためだけのような軽いものであったのに対し，キタテハに対しては，相手が逃げるのを確認するまで追うといった差が認められた.

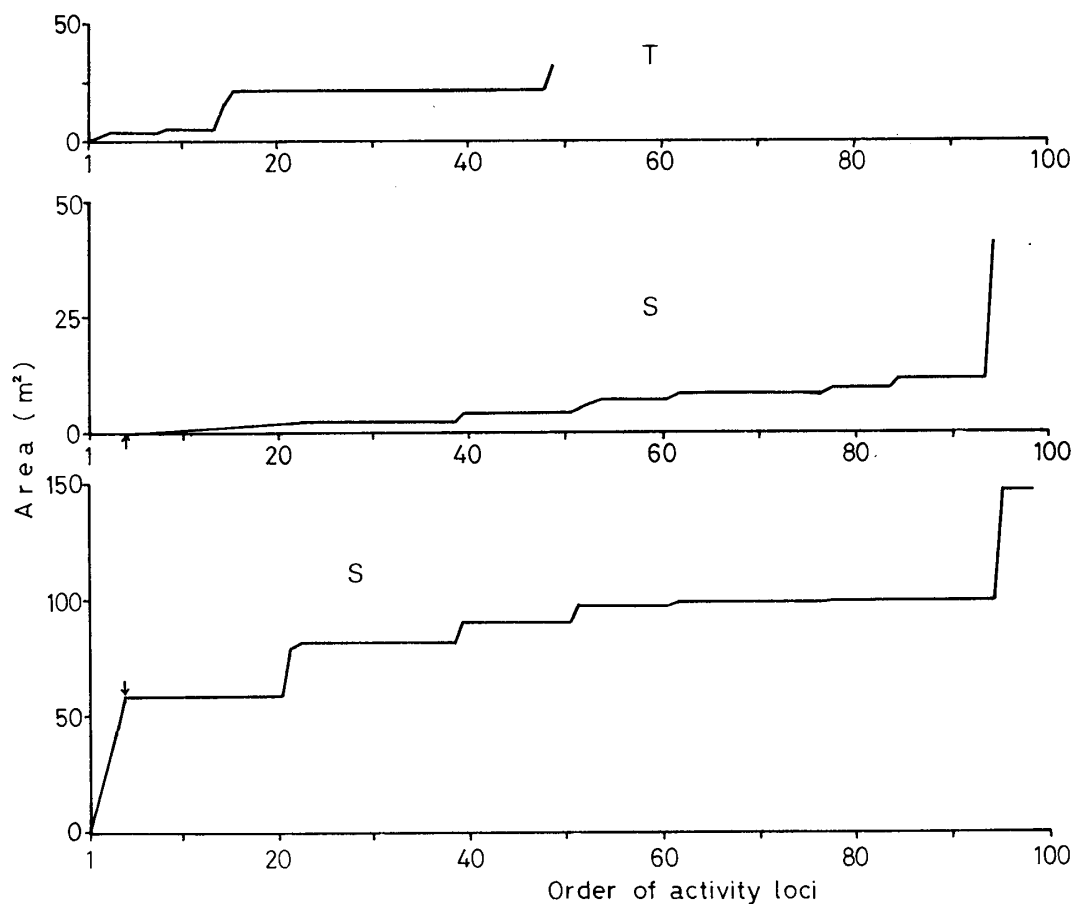



Fig. 7 Observation-area curves of "S" and "T" on April 8, 1973.

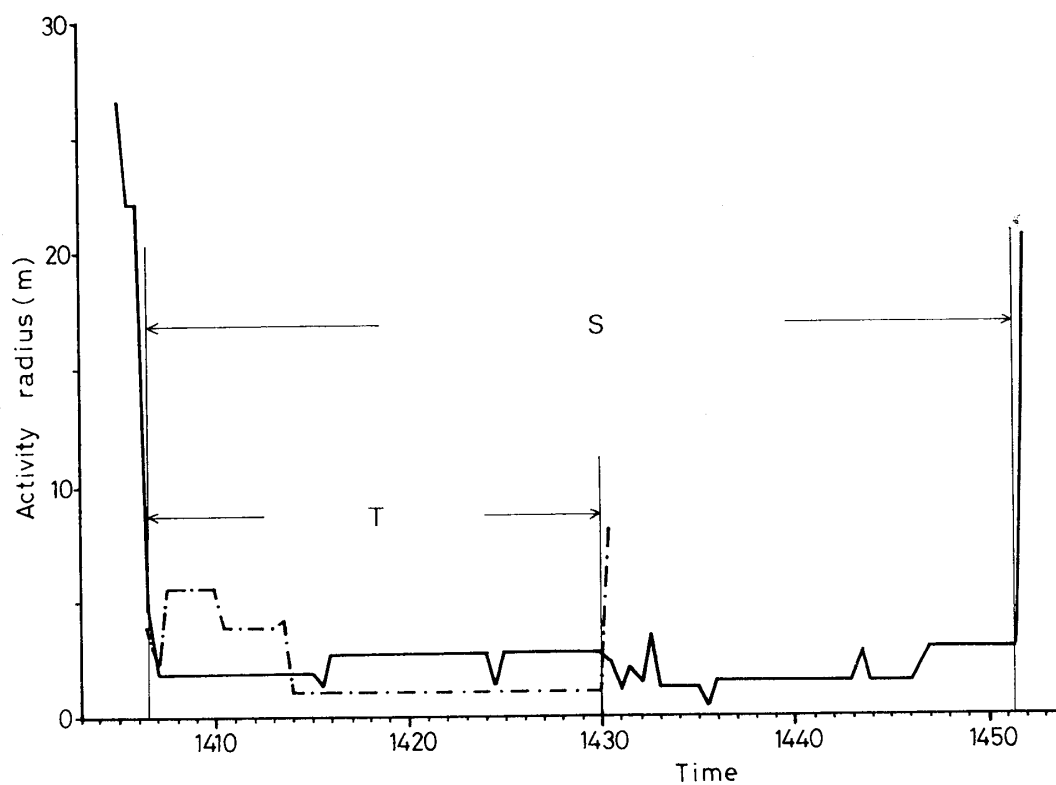



Fig. 8 Activity radius of "S" and "T" on April 8, 1973.

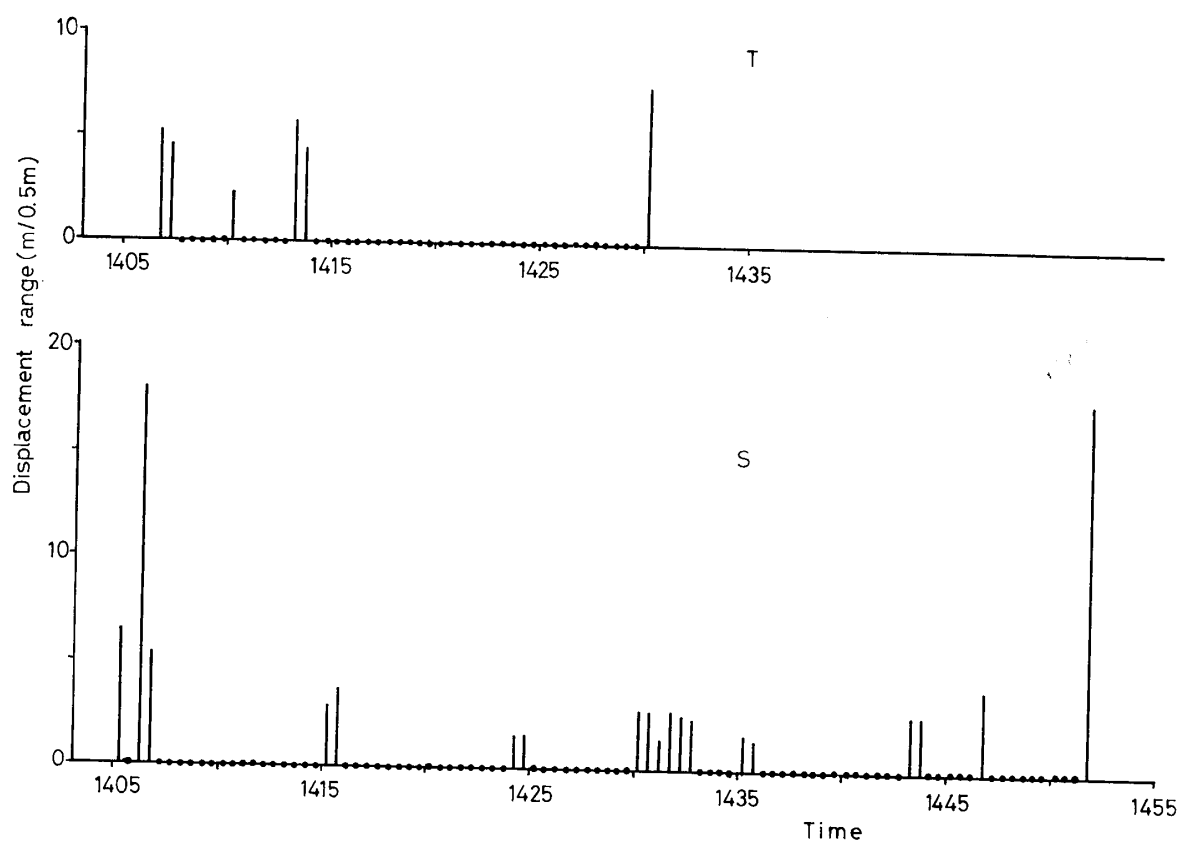
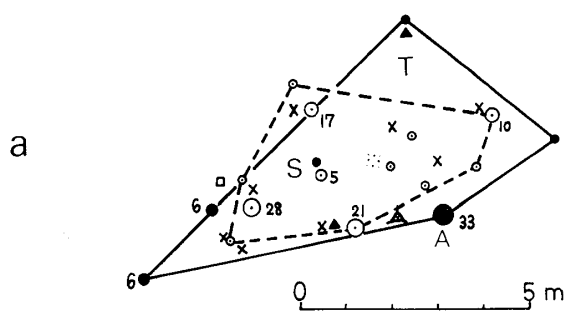



Fig. 9 Displacement ranges of "S" and "T" on April 8, 1973.

Fig. 10 a- Territories of "S" and "T" observed on April 8, 1973.

- ● activity loci of "T"
- ⊙ activity loci of "S"
- △ activity center of "T"
- ※ activity center of "S"
- ▲ chasing point of "T"
- × chasing point of "S"
- □ fighting point of "T"
- -- territorial boundary of "S"

b- Territory and home range of "U" observed on April 9, 1973.

- ● activity loci
- × chasing point
- △ fleeing point of *Pieris*
- -•- territorial boundary
- — home range boundary
- ※ activity center

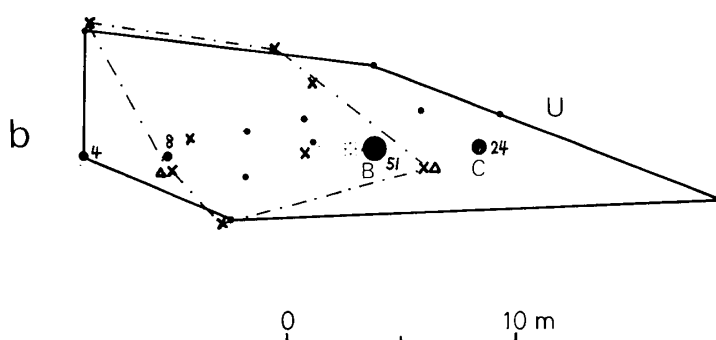



Table 1　Frequencies and times of chasing behaviour occured within "S", "T" and other individuals.

FLEE	CHASER S		CHASER T	
T	3	14:07 14:13 14:13	*	
S	*		2	14:07 14:13
D	2	14:30 14:31	1	14:31
A	1	14:05	—	
C	—		1	14:07
E	1	14:35	—	
F	1	14:43	—	
G	1	14:47	—	
Pieris sp.	1	14:16	—	
Moth sp.	1	14:24	—	

これらの例は，クジャクチョウの占有個体が，他種に対して優勢にあり独占的な種間ナワバリを形成していたことを考えさせる．そのナワバリの範囲は，防衛行動の行われた地点の最外側を結んだ範囲が，行動圏の範囲とほぼ一致することから，行動圏全体がナワバリであったと考えられる．

8日のキタテハ占有個体（T）とクジャクチョウ占有個体は，ナワバリ内でのほとんどの時間を，日光浴に費やしており摂食行動は全く観察されなかった．日光浴は，体軸が太陽光線の方向と一致するように陽を背に受けて静止しながら行った．クジャクチョウの占有個体は，日光浴を1分間程行うと，翅を閉じて約1分間静止し，再び翅を開いて1分間程日光浴をするという行動を繰り返していた．また，トタン板には好んで止まった．これらは体温調節のための行動であろうと思われる．

Fig. 10-a は，これらキタテハ（T）とクジャクチョウのナワバリの位置的関係と，両占有個体の activity loci の分布状態および防衛行動の起った地点を示している．

クジャクチョウの activity loci は，ナワバリの周辺部に分散しており，活動中心点はナワバリのほぼ中央にあった．また，キタテハに対する追飛を行った地点もナワバリの周辺部に多かった．一方，キタテハの activity loci は周辺に偏在し，1 locus 以外はすべてクジャクチョウのナワバリ外にあった．また，活動中心点やクジャクチョウに対する追飛の行われた地点も周辺部にあり，それはクジャクチョウのナワバリの範囲外であった．

以上から判断して，キタテハT個体の種内ナワバリの内に，クジャクチョウの種間ナワバリが形成されていたものと考えられる．これは，クジャクチョウが，キタテハに対しては徹底的な追跡を行わず，キタテハがクジャクチョウのナワバリ外へ出るとそれ以上追わないこと，キタテハは，クジャクチョウのナワバリの外側でほとんどの時間を過ごし，かつクジャクチョウの追飛に甘んじていたことによって成立していたもので，羽田健三ほか（1967）のいう"重複ナワバリ"に相当するものと考えられる．

4月9日，観察を始めると，昨日よりも広範囲を旋回するクジャクチョウ（b）が観察された．この個体は飛来したキタテハに対して追飛行動を行った．(13：42)．その直後，これまで見られなかった特異な行動がみられた．それは，別のクジャクチョウc個体が飛来し，地面に静止すると（静止するまで追飛はみられず），b個体はそのすぐ後ろに降り，翅を閉じている前の個体に対し，翅を広げその姿勢のまま歩いて接近した（Fig. 11)．するとc個体は翅を閉じたままトコトコと歩き始めた．ちょっと間をおいてb個体も後を追って歩き出した．1m位歩いた後，c個体は南西方に去り，b個体は南方に去った（13：45)．これは，コヒオドシの求愛行動（海野和男，1972；筆者未発表）とよく似ていることから，正に求愛行動であったと考えられるが，交尾までには至らなかった．

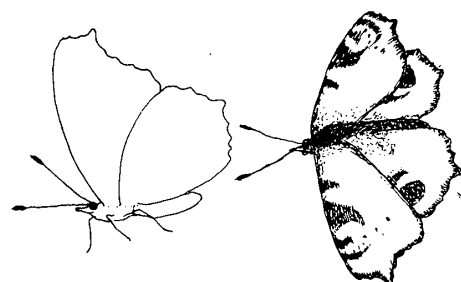



Fig. 11 Courtship display of *Inachis io* Linnaeus observed on April 9, 1973.

その後，同所で再び旋回行動を行うクジャクチョウが観察された（b個体と同一個体かどうかは判らず)．14時04分，この個体と静止中のキタテハ1頭を捕獲し，腹端の形態をみると両者とも雄であることが判明した．捕獲個体にサインペンでマークして放飼したところ両者とも視界外へ消えてしまった．

14時07分，別のクジャクチョウ（d）（翅の破損状態から個体識別）が北東方から現れ，キタテハ・モンシロチョウに対して追飛を行い，付近に静止したが，14時24分南西方に去った．その後，14時34分，更に別のクジャクチョウ（U）（これも破損状態によって個体識別）が現れ，以後この場所を占有するようになった（Fig. 5-b） Fig. 12～14 は，この個体の observation-area curve, activity radius, 移動距離の変化を示している．

Observation-area curve は，15時24分までほぼ安定曲線に近い状態であった．安定前に階段状の増加がみられるが，これは，activity radius の変化，移動距離の変化から，活動中心点付近から外側に向かった5～15mの往復移動によるものであることが判る．つまり，活動中心点付近のB点（Fig. 10-b）に活動の中心を置き，そこから周囲に向けて往復移動していたのである．15時15分，activity radius の変化から，活動の中心をC点（Fig. 10-b）に移したことが判る．15時24分からは20～40mの長距離移動が目立ち，observation-area curve にも増加がみられ，15時27分30秒にはそれらは更に著しくなった．

これらから，14時34分にはすでに行動圏が形成されていて，特定の場所から周囲に向けてほぼ15m以内の往復移動と静止を繰り返していたが，15時15分からは不安定期となり，15時27分30秒には行動圏が消滅したと判断される．それゆえ，行動圏の範囲は Fig. 10-b に示した範囲で，面積は130.4m²であったと考えられる．

クジャクチョウの占有個体は，半径約5mの半球形状の範囲内に近づいた個体に対して防衛行動を行っていたようで，キタテハに対して1回，モンシロチョウに対して5回，ルリタテハに対して2回追飛を行うのが観察された．また，モンシロチョウには，2回のクジャクチョウからの逃避行動が観察された．キタテハの飛来個体は2～3個体で前日に比べて少なく，特に目立った占有行動はみられなかった．

このように，クジャクチョウのU個体は，他種に対してほぼ独占的に種間ナワバリを占有していたと考えられる．そのナワバリの範囲は，防衛行動が行動圏の内部において行われていたことから，行動圏より狭い範囲であったと考えられる．ナワバリ面積を，これらの防衛行動の行われた地点の最外点を結んだ地域の面積とするならば，それは63.7m²であったといえよう．

2. ルリタテハの餌場を中心としたナワバリ

ルリタテハの中程度に破損した個体（L：夏型）と新鮮な個体（M：夏型）が行動圏を形成するのが観察され，両個体間の直接的な行動上の干渉が認められた．

Fig. 15 は，これら2個体の observation-area curve を示している．L個体の場合は大変安定したS字曲線となっており，図示したようなロジスティク曲線（$N=359/1+e^{0.307-1.15t}$）に近似するものであった．一方，M個体は活動を途中で終止してしまったが，増加率は1％以下まで減少しており，安定な活動状態にあった．

このように，両個体の活動は，一定の範囲内に集中していたと考えられ，この範囲は行動圏とみなされる．これは

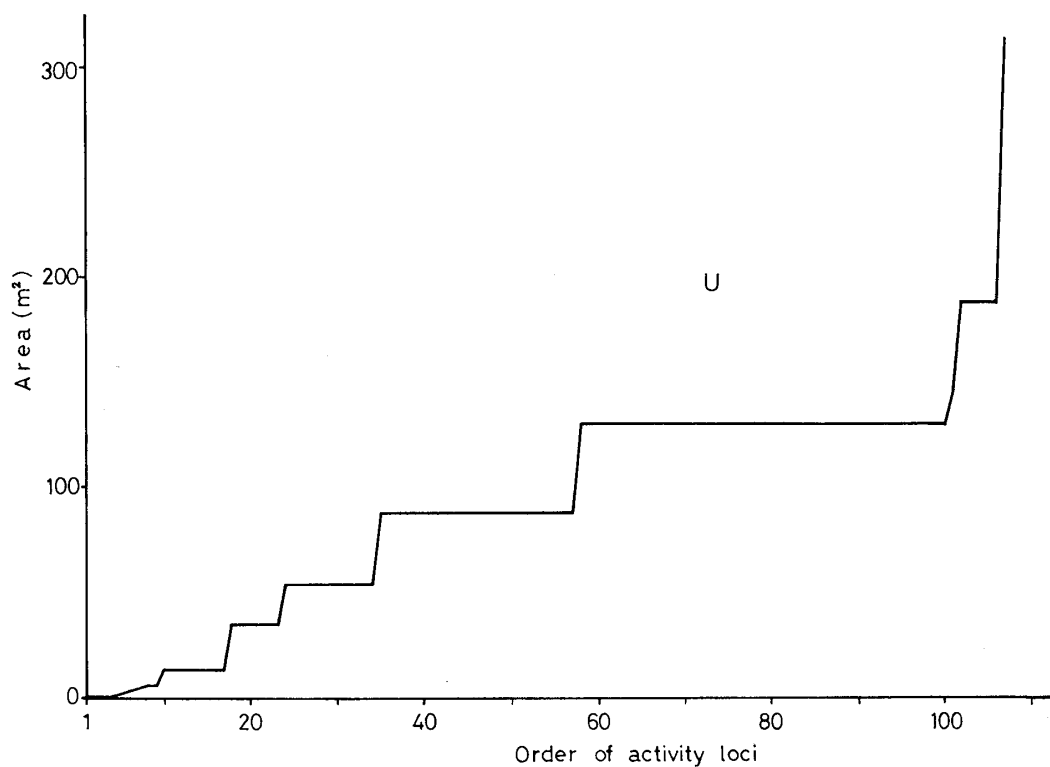



Fig. 12 Observation-area curve of "U" on April 9, 1973.

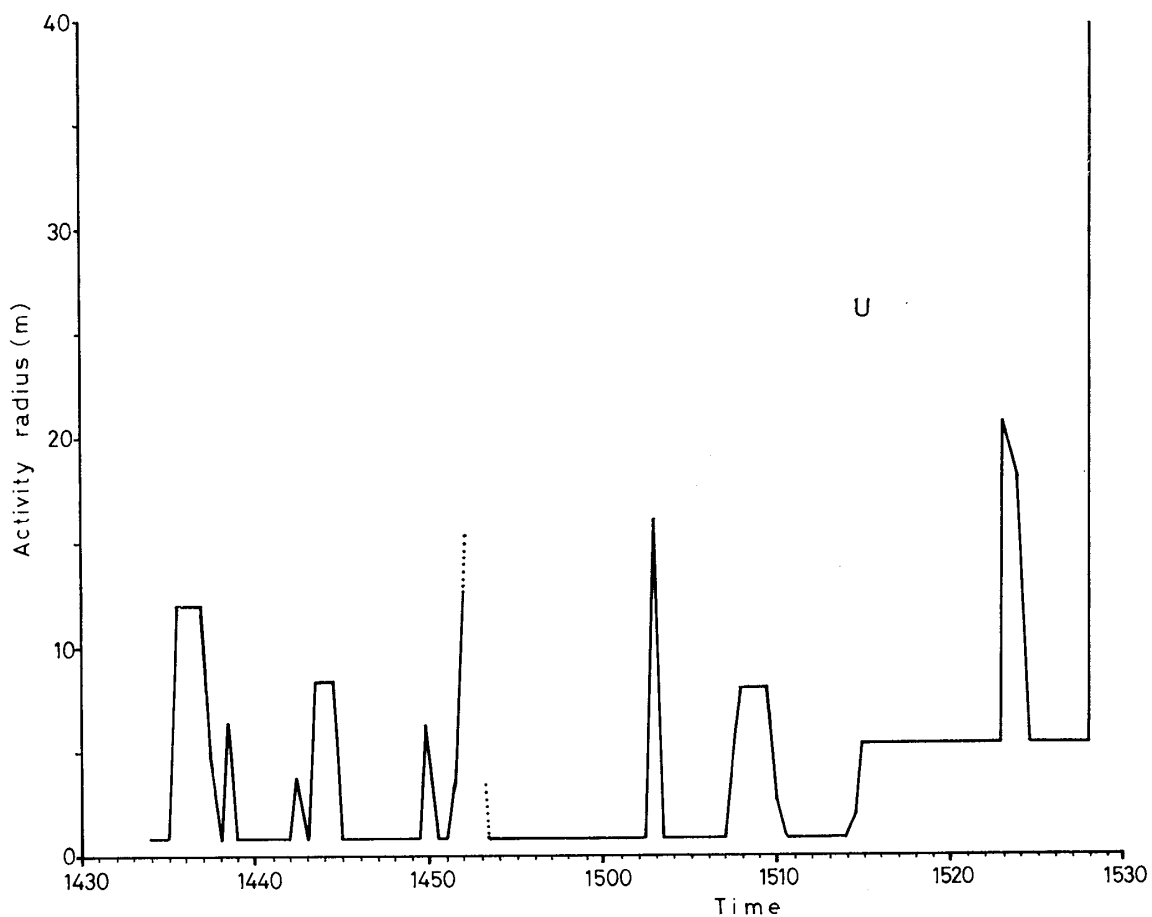



Fig. 13 Activity radius of "U" on April 9, 1973.

遠出の場合を除いた行動範囲であり，その大きさはそれぞれ31.9m²(L), 40.8m²(M)であったと考えられる.(Fig. 16)

次に，両個体の行動圏内での活動状態と，相互の関係について検討してみた. Fig. 16 は，両個体の行動圏の範囲と，その activity loci の分布および活動中心点を示している.

L個体の場合，activity loci は餌場に集中し，活動中心点も餌場の近くにあったが，M個体では，餌場とゴミ穴に activity loci が集中し，活動中心点も両地点の中間付近にあった．これは，activity radius の頻度分布 (Fig. 17) にも現れ，L個体の場合，活動中心点から0～1mの範囲に充分集中していた ($P<0.001$, $x_0^2=40.3$) のに対し，M個体の場合には，3～4mと6～7mの両区分に集中部があった.

activity radiusの時間的変化をみても，L個体の activity radius は，9時53分以後ほとんどが1m以内であったのに対し，M個体の activity radius の大部分は2.5～5mの範囲を変位していた (Fig. 18). また，移動距離も，L個体では9時53分以後1m以内の短かい移動が多かったのに対し，M個体の場合には2m以上の移動が多く観察された. (Fig. 18).

このような両個体の行動圏内における活動状態の違いは，以下に述べる両個体の餌場の利用と，それに関連した両個体間の干渉行動に大きく影響されていたものと考えられる.

両個体の行動圏内での活動は，餌場を中心として，その餌場の利用に重点が置かれていたと考えられるので，両個体の activity loci の餌場からの距離が，時間的にどのように変化していたかを図示してみた (Fig. 19).

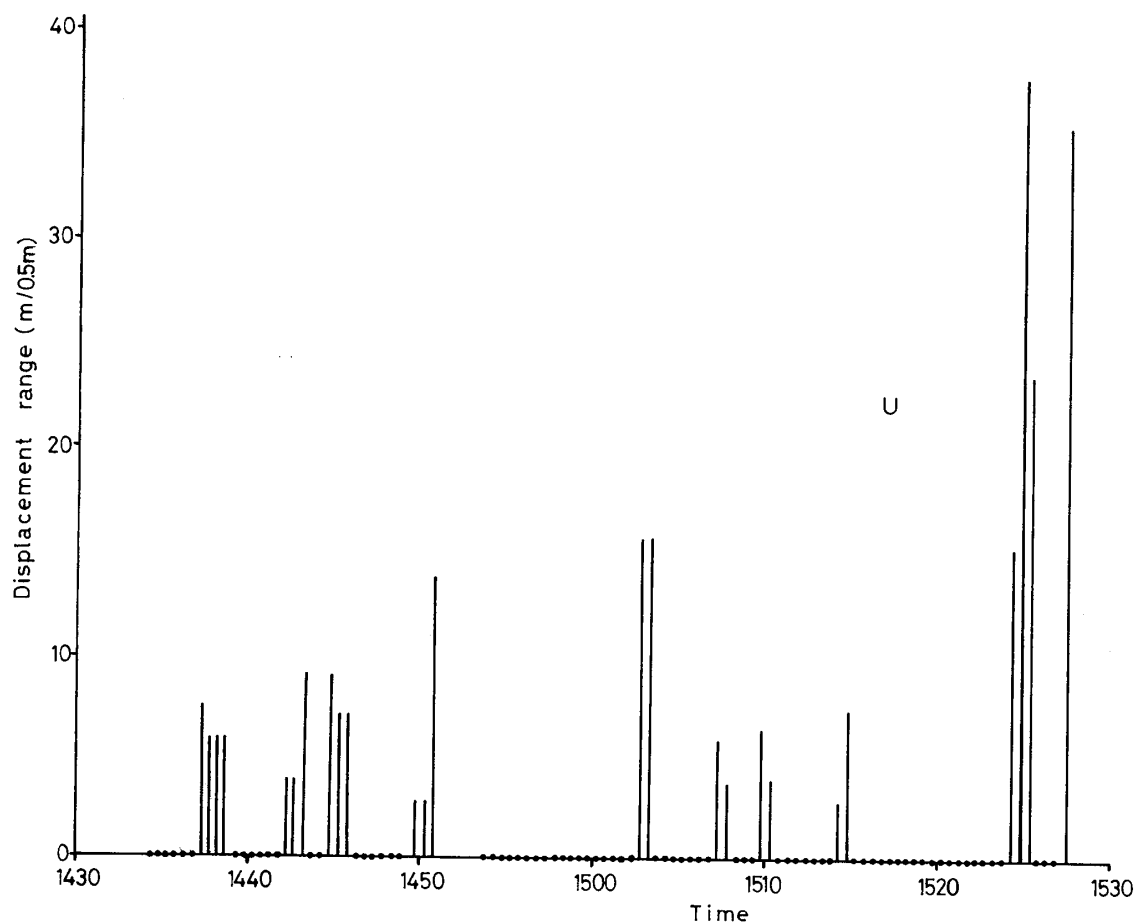



Fig. 14 Displacement range of "U" on Aplil 9, 1973.

Fig. 19 から判るように，M個体は9時51分まで餌場から遠く離れていたが，9時52分には1m余の所まで近づき，9時54分から9時58分にかけての5分間だけ餌場に滞在していた．そして，9時59分には餌場を離れ，以後，餌場から約3mの範囲内で餌場に近づいたり，離れたりを繰り返していたが，10時07分には姿を消した．

一方，L個体は，9時49分までの間に徐々に餌場に近づき，49分には餌場にいたがすぐに餌場から遠ざかった．9時57分，餌場から2m程の所に飛来し，そこから餌場に近づいた．そして，9時58分，餌場で吸餌中のM個体に後ろから歩いて近づき，この個体を追い出してしまった．それから10時07分までこの餌場に滞在し吸餌を続けた．この間10時01分，02分，03分の3回にわたってM個体が餌場に近づいたが，L個体は翅を開閉させてこれを追い払った．その後，L個体は10時08分には餌場を離れたが，10時14分～21分，10時32分～37分の14分間1個体で餌場を占有していた．

以上のことから，M個体が途中で姿を消してしまったのは，L個体に餌場を占有されてしまい，10時以降は全く餌場を利用できなくなってしまったためと考えられる．また，L個体は，M個体が餌場のすぐ近く20～30cmの範囲に入ると翅を開閉させて追い払ったことから，この狭い範囲がL個体のナワバリであったと考えられる．そして，その面積は広く見積っても0.28㎡と餌場の周りの非常に限られた範囲であったとみられる．

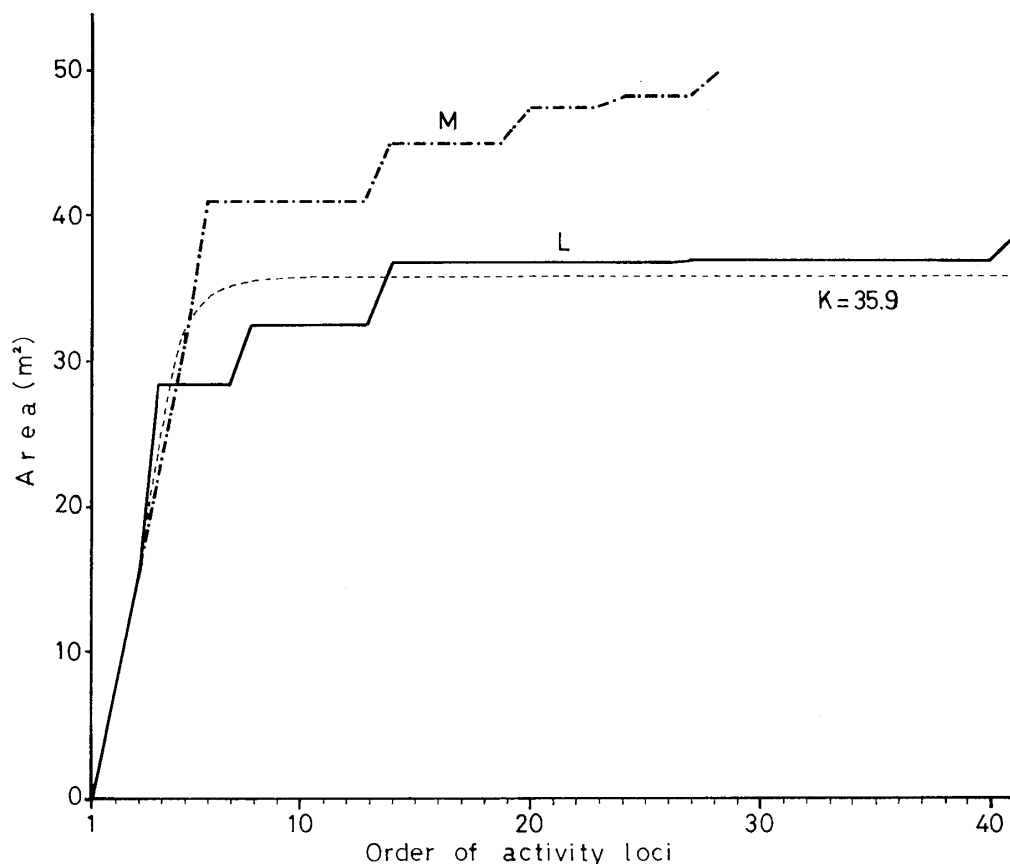



Fig. 15 Observation-area curves of "L" and "M" on August 31, 1973.

結　　論

I．蝶類におけるナワバリの存在

Scott (1974 a) は，「蝶類においては，摂食・就眠・産卵のためのナワバリは存在しないので，雌をめぐっての perching male 間の競争のみが，あるいはナワバリ制 (territoriality) にかかわりがあるかもしれない．それゆえ蝶類に適用できるかもしれない脊椎動物におけるナワバリ制の基準は，1) 雄の多くが，2，3日の間同じ地点に滞まらなければならない．2) 雄は，雄と雌とをすばやく区別できなくてはいけない．3) 雄は，意思によってその場所から他の雄を追い払わなければならない．の3点である」しかし，「蝶類においては，これらの基準は満たされない」と述べた．特に第3の基準に対しては，「蝶類においては防衛の意思が欠けている．数人の著者によって記述された perching のいわゆる"防衛 (defence)"機能は，静止雄の"探雌反応 (mate-seeking response)"，そして通過雄の"捕食者回避反応 (predator-avoidance response)"として説明できる」として，蝶類にナワバリ制が存在するかどうかについて否定的意見を述べた．

しかしながら，ナワバリは防衛された地域であるので，上記の基準があてはまらなければナワバリが存在しないとはいえない．特に第3点の防衛に関しては，占有個体の追飛を単に探雌反応としてだけでは説明できないと考える．

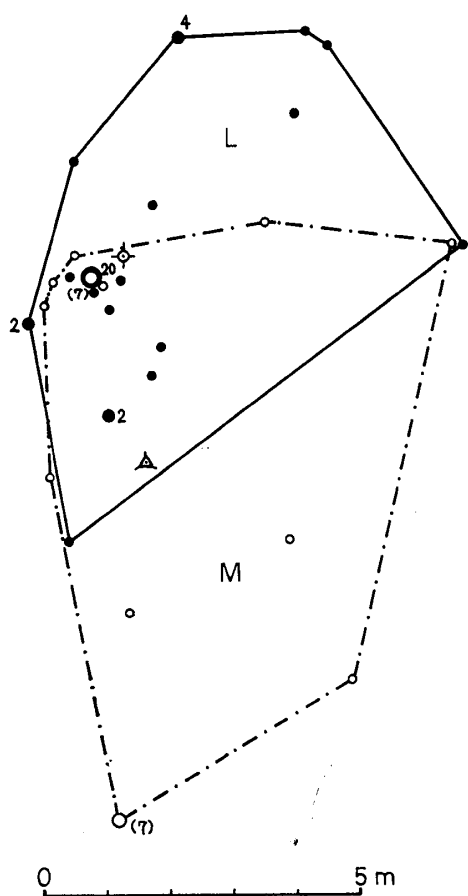



Fig. 16 Home ranges of "L" and "M" observed on August 31, 1973.
● activity loci of "L" ○ activity loci of "M" ⊙ activity center of "L" ⚠ activity center of "M"

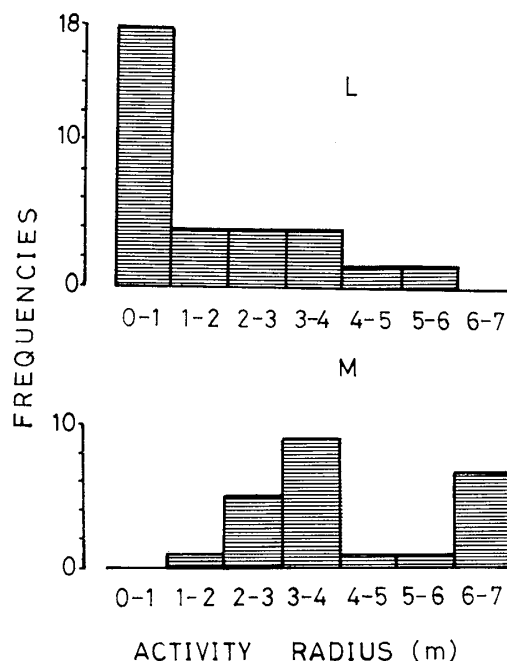



Fig. 17 Occurence frequencies of activity radius of "L" and "M" observed on August 31, 1973.

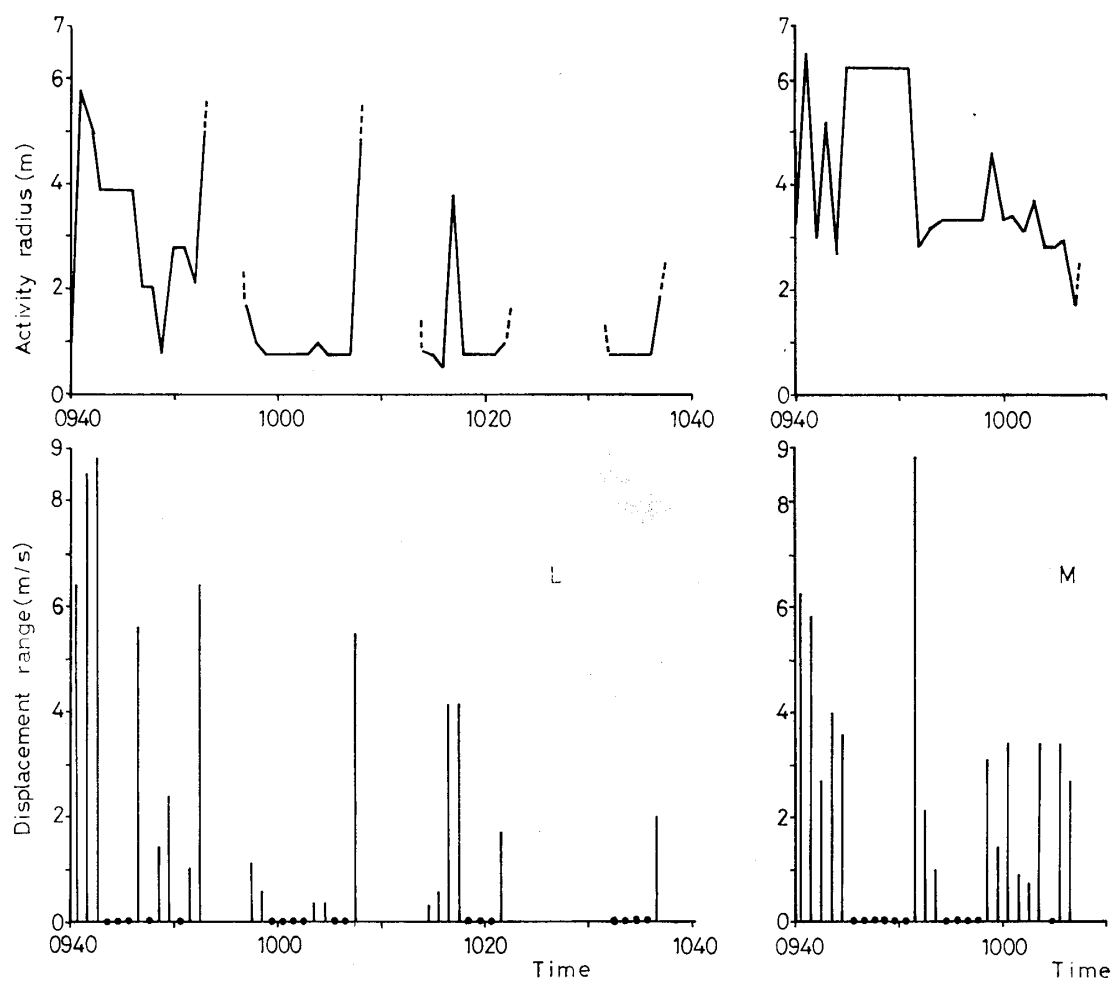



Fig. 18 Activity radius and displacement range of "L" and "M" on August 31, 1973.

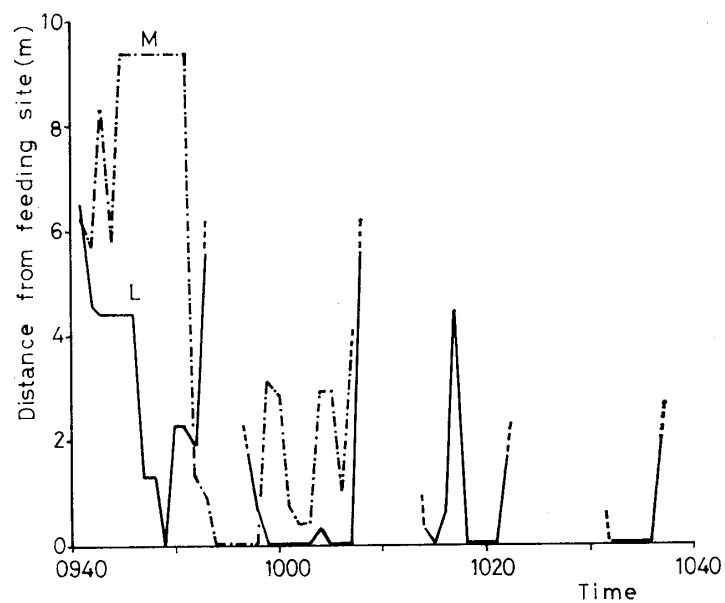



Fig. 19 Hourly changes of distance from feeding site of "L" and "M" on August 31, 1973.

すなわち，1）観察例で記述したように，キタテハ同志あるいはクジャクチョウのキタテハ・ルリタテハのような生活様式の似た種に対する追飛と，クジャクチョウのモンシロチョウなど生活様式の大きく異なる種に対する追飛とははっきり区別され，前者の方が明らかに激しかったこと，2）このような生活様式の似通った種間では，追飛を受けた個体の反撃や，さらにそれに対する反撃行動が観察されたこと．3）4月8日のクジャクチョウのキタテハに対する場合のように，追飛は一定の範囲に限られ，その範囲内に入ると追い払ったがその範囲外にいる場合には追わなかったこと．4）キタテハの同種個体間では，闘争行動（fight）と思われる行動が観察されたこと，5）タテハモドキにおいては，同じ個体が何度も他個体の占有している場所へ侵入を試みていたこと（福田晴夫，1962）などが示すように，少なくとも一部の種の一部の個体は，一定の範囲から他個体を追い払う意図をもっていたと考えられる．これには，クジャクチョウの求愛行動が，追飛行動なしにその占有範囲内で行われた例（観察例）や，雌雄で色彩の全く異なるミドリシジミ類で，雄と雄との間に fight と考えられる卍状飛翔が普通に観察されること（福田晴夫，ほか，1972）も，その傍証となるものと考えられる．

それに，通過雄の示す行動が predator-avoidance responce であるとする根拠が何かは不明瞭であり，この説明では占有雄がその predator と考えられる鳥に対しても追飛を行うこと（タテハモドキ；福田晴夫，1962）の意味は説明できなくなる．また，摂食のためのナワバリが存在しないことの根拠も全く示していない．

ある時間内に一定の地域への執着が確認され，同時に，個体間の間置き（spacing out）をもたらすような一定範囲から他個体を追い払う反発行動が観察され，その結果，その占有個体を中心として，他個体の侵入できないようなある大きさの空間が存在するならば，その範囲は，Noble（1939）のいう“防衛された地域（any defended area)”と一致し，これはまさにナワバリと呼ぶことができると考えられる．このことから，少なくとも一部の種の一部の個体が占有していた地域はナワバリであったと考えられる．

Ⅱ．蝶類におけるナワバリおよび行動圏の構造

一般に，動物のナワバリと行動圏との構造的関係は，次の三通りの場合が考えられる．

1）ナワバリが行動圏の内部に存在する場合．

2）行動圏全体がナワバリである場合．

3）ナワバリの範囲が行動圏よりも広い場合．

1)，2）の例は，鳥類・哺乳類などで広く認められており，前述の観察例もこれらに含まれる．3）の例の報告は数少ないが，水野・舟川（1956）は，ハエトリグモ *Menemerus confluses* を調査し，行動圏（直径約5㎝）の方がナワバリ（数十㎝の範囲を防衛する）よりも小さいとの結果を得たという（伊藤嘉昭，1965）．ナワバリと行動圏の定義からして，遠出の時に防衛が行われるなら，3）の場合も存在することが考えられる．

蝶類の多くの種のナワバリあるいは行動圏の構造的共通点は，ナワバリあるいは行動圏内の静止箇所が大略決まっていることである．これは“とまり場（関　照信，1971)”と呼ばれる場合もある．

これらの静止場所としては様々な例が報告されているが，それらは概して見通しのきく場所であり，ナワバリあるいは行動圏内にある人工物や木などの地形的・植生的に特徴ある物や場所であることが多い（田中　洋，1968 a～d；原　泰文，1969；平井剛夫，1965；福田晴夫，1962, 1965；高橋真弓，1973 b）．しかし，このような格好な静止場所は，1個のナワバリ内においては限られたものであり，前述の4月9日のクジャクチョウの例のように，占有個体が入れ替っても同じ場所が利用される場合が多いと考えられる（高橋真弓，1973 b：葛谷　健，1961）．

このように，ナワバリあるいは行動圏内に1個～数個の静止場所があり，そこを中心として周囲に向けて自発的な旋回飛翔や，chasing のための飛翔などの活動を行うというのが，一般的基本的な蝶類のナワバリあるいは行動圏の構造と考えられる．そして，これらの種のナワバリあるいは行動圏内での活動状態は，大きく二つの型に分けられると考えられる．すなわち，第1は，クジャクチョウ・キタテハ・ルリタテハなどの静止時間が旋回飛翔時間より長く，時々旋回を行う程度の「静止型」であり，大部分の種はこれに属すと考えられる．他の一つは，スミナガシ（原　泰文，1969；葛谷　健，1961）・アオバセセリ（原　泰文，1969)・アオスジアゲハ（原　聖樹，1972；渡辺通人，1976）に代表されるような，旋回時間の方が長く，静止をあまり行わない「旋回型」である．

Ⅲ. 蝶類におけるナワバリの機能

伊藤嘉昭(1966)は，多くの動物のナワバリを比較し，その機能についても論及し，「交尾(性)と食物と巣が縄ばりの3大要因である」という結論を出した．そして「縄ばりの3大機能は，それぞれが独立に進化したと思われる」と述べた．

蝶類のナワバリの機能については，これまで多くの論議がなされてきたが，まだまとまった定説がないのが現状のように思われる．

高橋　昭(1966)は，キアゲハの山頂占有個体を観察し，数頭の雄が山頂にナワバリを形成しているところへ雌が飛来し，この内の1頭の雄がその雌と交尾に入ったという例を1時間余りの間に3例観察したと述べた．このように，ナワバリ内あるいはナワバリの近くでナワバリ占有個体(♂)が交尾を行った例は，クロコノマチョウ(平井剛夫，1964)・メスアカミドリシジミ(福田晴夫他，1972)・タテハモドキ(関　照信，1966)・ヤエヤマイチモンジ(福田晴夫，1975 b)・ヤマキマダラヒカゲとサトキマダラヒカゲ(高橋真弓，1973 a)で報告された．筆者の観察でも，前述のようにキタテハの求愛追飛らしき行動，そして，クジャクチョウの求愛行動が観察された．また，タテハモドキ(福田晴夫，1962)でも，占有中の雄が飛来した雌に対して交尾行動を行った例が報告された．

このようなナワバリ内あるいはその付近で交尾あるいは交尾に至らないまでも求愛行動が行われた例は，一部のナワバリが交尾あるいは求愛のために占有されている pairing territory ではないかと考えさせる．

上述のような交尾・求愛行動は観察されなかったが，それらの占有個体の行動と類似した行動を示した個体の観察例は多い．

筆者は，1973年7月17日の17時10分から18時00分にかけての間に，6箇所に形成されたルリタテハのナワバリを確認し，別に三つどもえに争っている3個体を2度観察した(未発表)．また，同日4箇所でクジャクチョウの追飛・旋回行動を観察した(未発表)．福田晴夫(1975 a)は，コノハチョウで近接して形成された6個のナワバリを観察し，福田・田中(1967)も，クロコノチマョウのナワバリを4箇所で同時に観察した．

これらの他にも，単独のナワバリ占有個体に関する報告は多いが，これらに共通している点は次の4点である．

1) ナワバリが雄によって占有されていること．

2) ナワバリ内での行動は，追飛などの防衛行動と，日光浴・休息などの行動が大部分を占め，摂食行動を示す例はほとんどないこと．

3) ナワバリ形成地として好まれる環境が，種によってほぼ決まっていること．

4) ナワバリ形成時期・時間が種によってほぼ決まっていること．

これらのナワバリ占有個体と，前述の pairing territory を形成していたと考えられる個体との間に，交尾・求愛行動以外根本的な行動上の差異はほとんど認められない．このことは，これらのナワバリの多くは，やはり交尾・求愛のために占有されているのではないかと考えさせる．

種によって，特定の時期・時間・場所に雄がナワバリを占有していて，そこに雌が訪れ交尾が行われるならば，時期的時間的場所的に生活の場をかえることによって異種間の干渉をさけ，ナワバリの占有によって同種間の干渉をさけて交尾が行われることになり，確実に子孫を残すという視点からみると，大変合理的な機構であると考えられる．

しかしながら，成熟分裂の行われていない精巣を持つとされる(前木孝道，1961)越冬後のクジャクチョウの雄が，ナワバリを占有し，求愛行動を示したということは，あるいはある種のナワバリの一部には，遺存的性格のナワバリが存在する可能性を暗示しているものとも考えられる．

今後，交尾の行われる時期と場所，それらとナワバリとの関係を，個々の種について調査検討して行く必要があるだろう．

ところで，8月31日のルリタテハの個体は餌場を中心とした行動圏を持ち，餌場とその周りの非常に狭い範囲だけを防衛し，この範囲がナワバリであると考えられた．このナワバリは餌場の確保を目的としていたとみられるので，

これは食物確保のためのナワバリ (feeding territory) であると考えられる．この feeding territory の占有個体と前述の pairing territory の占有個体との行動上の最も大きな違いは，pairing territory では行動圏全体あるいは行動圏に近い範囲の空間が積極的に防衛されるのに対し， feeding territory では餌場とその周囲の非常に狭い範囲だけが防衛され，行動圏の範囲は積極的に防衛されない点である．

このような feeding territory は，筆者の知る限りではまだ報告がないが，局所性の餌場を利用する種においては，今後観察される可能性があると思われる．

以上のように，蝶類においては伊藤嘉昭 (1966) の指摘した動物のナワバリの3大要因の内の2要因である交尾と食物に関連した2種類のナワバリが存在することが考えられた．しかし，ナワバリの機能は，個々の種においてナワバリの占有が一般的な行動でありそれが一定の役割りを果たしているのか，すなわちナワバリ制が存在するのか，そして，そのナワバリ制の存否が種個体群が存続して行く上でどのような意味を持つのかを，調査検討し，考える必要があるだろう．そして，個々の種個体群におけるナワバリの意義を検討することによって，蝶類全体における社会構造としてのナワバリの進化・発展の道筋が明らかにされるものと期待される．そのためには，何よりもまず，ナワバリが種内機構としてどのような意味を持つのかが重視されなければならないと思われる．

要　　約

1. ナワバリの定義としては“防衛された地域 (Noble, 1939)”を用いる．ナワバリを持つことによって動物の通常の社会生活に，ある種の調整が保たれている場合，これをナワバリ制と呼ぶ (伊藤，1966)．
2. 行動圏を“ある時間内における，個体または集団の平常の行動範囲”と定義する．
3. 行動圏あるいはナワバリ内における行動の解析方法として， ① Observation-area curve (Odum & Kuenzler, 1955) ② Activity radius (Dice & Clark, 1952) ③ 移動距離 (displacement range) を提示した．
4. 1973年4月8日には，キタテハの行動圏 (22.2m²) とクジャクチョウの行動圏 (11.7m²) の重複した例が観察され，両者の防衛行動からキタテハの種内ナワバリの中にクジャクチョウの種間ナワバリが形成されていたと考えられた．4月9日には，クジャクチョウの種間ナワバリが形成され，その面積は行動圏 (130.4m²) の中の63.7m²であった．
5. 1973年8月31日には，ルリタテハの餌場を中心としたナワバリが形成された．行動圏の面積は31.9m²であったが，ナワバリはその中の餌場の周囲0.28m²の非常に狭い範囲に限られていた．
6. Scott (1974 a) は，蝶類にはナワバリが存在しないと述べた．しかし，ある時間内一定の地域への執着が確認され，同時に一定範囲から他個体を追い払う反発行動によって，占有個体を中心とした他個体の侵入できないような空間が存在することから，少なくとも一部の種の一部の個体はナワバリを占有していたと考えられる．
7. 蝶類の行動圏あるいはナワバリ内における基本的行動様式は，一個～数個の静止場所を中心として，周囲に向けて自発的な旋回飛翔や chasing のための飛翔等を行うもので，その活動は「静止型」と「旋回型」とに大別される．
8. 蝶類のナワバリには，伊藤 (1966) の指摘した動物のナワバリの3大要因の内の2要因である配偶と食物とに関連した2種類のナワバリが存在することが考えられた．

文　　献

Burt, W. H. (1943) Territoriality and home range concept as applied to mammals. J. Mammal, 24: 346—352.

Dice, L. R. & P. J. Clark (1952) The statistical concept of home range as applied to the recapture radius of the deermouse (*Peromyscus*). Contrib. Lab. Vertebr. Zool. Univ. Mich., 62: 1—15. (田中　亮，1967による)

福田晴夫 (1962) タテハモドキ成虫の“なわばり”について．SATSUMA, 10(30): 70—86.

福田晴夫 (1975 a) チョウの履歴書. 誠文堂新光社, 東京.

福田晴夫 (1975 b) ヤエヤマイチモンジの交尾行動の記録. 台湾・紅頭嶼蝶類調査報告書 (鹿児島大学生物研究会) : 59—60.

福田晴夫・田中 洋 (1967) 鹿児島県の蝶の生活. 鹿児島昆虫同好会, 鹿児島.

福田晴夫ほか (1972) 原色日本昆虫生態図鑑 Ⅲ. チョウ編. 保育社, 大阪.

羽田健三・市川武彦 (1967) キセキレイの生活史に関する研究 Ⅰ. 繁殖期 (1)巣造り, 交尾, 産卵, 抱卵, 育雛. 日生態会誌, 17 (3) : 93—100.

原 聖樹 (1972) アオスジアゲハの求愛・占有行動に関する資料. 神奈川虫報, (39) : 175—177.

原 泰文 (1969) スミナガシの特異な日周行動. 蝶と蛾, 20 (3/4) : 108.

Hinde, R. A. (1956) The biological significance of the territories of birds. Ibis, 98 : 340—369.

平井剛夫 (1964) クロコノマチョウ夏型成虫の行動. Fortunei, (3) : 14—18.

Hyne, D. W. (1949) Calculation of size of home range. J. Mammal., 30 : 1—18. (田中 亮, 1967による)

伊藤嘉昭 (1966) 比較生態学. 岩波書店, 東京.

葛谷 健 (1961) 春型スミナガシの頂上占有性. 佳香蝶, 13(48) : 206—207.

前木孝道 (1961) 日本産タテハチョウの染色体研究. 遺伝学雑誌, 36(3/4) : 137—146.

水野寿彦・舟川忠司 (1956) ハエトリグモの社会行動. 日生態会誌, 6 : 93—96. (伊藤嘉昭, 1966による)

中村登流 (1969) エナガの個体群の行動圏構造 Ⅰ. 冬期群の行動圏と群れテリトリイ. 山階鳥研報, 5 : 433—461.

Nice, M. M. (1941) The role of territory in bird life. Am. Midl. Nat., 26 : 441—487.

Noble, G. K. (1939) The rôle of dominance in the social life of birds. Auk, 56 : 263—273.

Odum, E. P. & E. J. Kuenzler (1955) Measurement of territory and home range size in birds. Auk, 72 : 128—137.

Scott, J. A. (1973) Convergence of population biology and behaviur in two sympatric butterflies, *Neominois ridingsii* (Papilionoidea : Nymphalidae) and *Amblyscirtes simius* (Hesperioidea : Hesperiidae). J. Anim. Ecol., 42 : 663—672.

Scott, J. A. (1974 a) Mate-locating behaviour of butterflies. Am. Midl. Nat., 91 : 103—117.

Scott, J. A. (1974 b) Movement of *Precis coenia*, a "pseudoterritorial" submigrant (Lepidoptera : Nymphalidae). J. Anim. Ecol., 43 : 843—850.

関 照信 (1971) 宮崎産タテハモドキの生態学的研究 Ⅲ. 配偶行動. 蝶と蛾, 22(1/2) : 32—37.

高橋 昭 (1966) キアゲハの山頂占有性の目的. 佳香蝶, 18(66) : 87.

高橋真弓 (1973 a) キマダラヒカゲ属2種の交尾行動. 駿河の昆虫, (80) : 2353.

高橋真弓 (1973 b) キマダラヒカゲ属2種の占有行動における静止位置について. 駿河の昆虫, (81) : 2366—2370.

田中 洋 (1967 a) アカタテハの占有飛行. 鹿児島県の蝶の生活 : 244.

田中 洋 (1967 b) ルリタテハのなわばり行動の記録. 鹿児島県の蝶の生活 : 247.

田中 洋 (1967 c) イシガケチョウの占有行動. 鹿児島県の蝶の生活 : 249.

田中 洋 (1967 d) クロヒカゲの占有性. 鹿児島県の蝶の生活 : 250—253.

田中 亮 (1967) ネズミの生態. 古今書院, 東京.

Tinbergen, N. (1957) The function of territory. Bird Study, 4 : 14—27.

海野和男 (1972) チョウとその生きる場. 科学の実験, 23 (4) : 12—15.

渡辺通人 (1976) タテハチョウ科3種のナワバリについて (日本鱗翅学会第23回大会一般講演要旨). 蝶と蛾, 27(4) : 176.

渡辺通人 (1976) アオスジアゲハのナワバリ. 山梨の昆虫, (2) : 45—46.

Watanabe, M. & N. Maruyama (1977) Wintering ecology of White Wagtail *Motacilla alba lugens* in the middle stream of Tama River. 山階鳥類研究所報告, 9 (1) : 20—43.

Summary

1. Territory is defined as "any defended area" (Noble, 1939). When keeping the territories makes any regulating effect on the social life of animals, the author prefers to use a term "territoriality" or "territorialism" on that system (Ito, 1966).
2. Home range would be defined as "normal activity range of individuals or groups in one daily or houry period".
3. This paper shows the analytical methods of the activities in a home range below-described.
   1) Observation-area curve (Odum & Kuenzler, 1955).
   2) Activity radius (Dice & Clark, 1952).
   3) Displacement range (This paper).
4. On April 8, 1973, the home range of *Polygonia c-aureum* called "S" (22.2m^2) and that of *Inachis io geisha* called "T" (11.7m^2) were overlapped. This would be the case that the interspecific territory of "T" was established in the intraspecific territory of "S". Interspecific territory of *Inachis io geisha* called "U" (63.7m^2) was established in the home range (130.4m^2) on April 9, 1973.
5. On August 31, 1973 the territory of *Kaniska canace no-japonicum* called "L" was established arround the feeding site. The range of the territory was restricted within the radius about 30 cm while the size of home range was 31.9m^2.
6. Scott (1974 a) stated that territory is absent in butterflies. But, in some species of butterflies, there exists an area, where other individuals can not intrude owing to the dominant's territorial behaviours. Accordingly, it should be called a "territory".
7. Dominant holds one or several resting points in the home range, and makes patrolling flights and chasing flights from these points. This would be a basic behaviour in a home range in butterflies. And the activities would be classified into two types: "type of resting" and "type of circular flight".
8. There would be two kinds of territories in butterflies, which are related to mating or feeding. These are the two of three main factors on animal's territories stated by Ito (1966).